

VERS UNE MEILLEURE CONNAISSANCE DE L'ÉCOPHYSIOLOGIE DE LA MOULE QUAGGA IMPLANTÉE DANS LE LÉMAN

TOWARDS A BETTER UNDERSTANDING OF THE ECOPHYSIOLOGY OF THE INVASIVE QUAGGA MUSSEL IN LAKE GENEVA

CAMPAGNE 2024

PAR

Stéphan JACQUET¹, Erwin REYMONDET¹, Yann PORTE¹, Samuel BALULA RIBEIRO PAITREULT¹,
Jonathan GRIMOND²

¹ UNIVERSITÉ SAVOIE MONT BLANC, INRAE, CARTEL, 75 BIS AVENUE DE CORZENT, 74203 THONON-LES-BAINS, FRANCE

² SUBBEAR STUDIES, LE BOURG, 58290 SERMAGES, FRANCE

RÉSUMÉ

La moule quagga (Dreissena rostriformis bugensis) est une espèce exotique envahissante présente dans de nombreux écosystèmes aquatiques. Bien que cette espèce soit connue pour sa prolifération rapide et ses impacts écologiques et économiques importants, les connaissances sur son écophysiologie sont encore incomplètes. C'est notamment le cas de son taux de croissance en conditions naturelles. En utilisant une approche originale basée sur la photogrammétrie, nous avons évalué la croissance du bivalve dans le Léman au cours d'une année et pour une variété d'environnements. Nous avons trouvé, sur la base des mesures de la longueur maximale de la coquille, des taux de croissance moyens variant entre <0.001 et 0.29 mm/j, des différences pouvant être liées à la classe de taille des individus, de la saison ou encore du type d'environnement (profondeur, substrat). Ces valeurs sont parmi les plus élevées rapportées à ce jour.

ABSTRACT

The quagga mussel (Dreissena rostriformis bugensis) is an invasive alien species found in many aquatic ecosystems. Although this species is known for its rapid proliferation and significant ecological and economic impacts, knowledge about its ecophysiology remains incomplete. This is particularly true for its growth rate under natural conditions. Using an original photogrammetry-based approach, we assessed the bivalve's growth in Lake Geneva over the course of a year and across a variety of environments. Based on measurements of maximum shell length, we found average growth rates ranging from <0.001 to 0.29 mm/day. These differences may be related to individual size class, season, or environmental factors such as depth and substrate type. These values are among the highest reported to date.

1. INTRODUCTION

L'introduction d'espèces exotiques envahissantes a de nombreux impacts sur les écosystèmes aquatiques (Cuthbert *et al.* 2021; Sales *et al.* 2020). Les enjeux environnementaux liés à ces espèces non indigènes sont cruciaux en raison des conséquences écologiques, économiques et sanitaires potentielles liées à leur introduction et de leur propagation (Cuthbert *et al.* 2021; Roy *et al.* 2014).

Originaire de la mer Noire et de la région pontocaspienne, la moule quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*), proche parente de la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*), est une espèce envahissante qui a considérablement élargi son aire de répartition, colonisant de nombreux lacs à travers le monde. Ces deux espèces de moules forment aujourd'hui de grandes populations aux États-Unis, en Europe et en Russie (Haltiner *et al.* 2022; Kraemer *et al.* 2023). Les moules zébrées sont généralement les premières à s'établir, mais les moules quagga les supplantent souvent, prenant ainsi l'avantage grâce à leur capacité de reproduction plus rapide et plus étendue (Karatayev *et al.* 2015; Karatayev & Burlakova 2022). La moule quagga a été détectée pour la première fois dans le Léman en 2015 alors que la moule zébrée, aujourd'hui quasiment disparue du lac (Beisel *et al.* soumis; Realis *et al.* données personnelles), est arrivée dans les années 1960 (Lods-Crozet & Chevalley 2018).

La prolifération des moules quagga peut avoir divers impacts sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Karatayev *et al.* 2007; Mills *et al.* 2017; Roy *et al.* 2014). Certains paramètres environnementaux sont modifiés à mesure que la biomasse envahissante augmente, en raison de la modification de l'habitat et de la capacité de filtration de ces animaux (Baldwin *et al.* 2002; Johannsson *et al.* 2000; Nalepa *et al.* 2009). En effet, les moules quagga peuvent filtrer jusqu'à 2 litres d'eau par jour et par individu, ce qui appauvrit la biomasse planctonique et peut être susceptible d'affecter l'ensemble du réseau trophique pélagique (Bayba *et al.* 2014; Rowe *et al.* 2015). De plus, les bivalves peuvent impacter les cycles biogéochimiques pélagiques à l'interface eau-sédiment (Eifert *et al.* 2023; Zalusky *et al.* 2023) ainsi que dans la colonne d'eau (Li *et al.* 2021). Ces derniers auteurs ont en effet montré comment cette moule envahissante domine désormais le cycle du phosphore, même dans les plus grands lacs du monde. Le déplacement de la production d'énergie de la région pélagique ouverte vers la région benthique, associé à une plus grande clarté de l'eau, est un processus connu sous le nom de "benthification" (Mayer *et al.* 2014).

Bien que l'impact écologique de cette espèce commence à être bien documenté, nos connaissances sur son écologie restent limitées dans de nombreux environnements naturels. Certaines études traitent des effets des paramètres environnementaux sur la croissance des dreissénidés (Adjovu *et al.* 2023; Garton & Johnson 2000; Peyer *et al.* 2010) mais peu d'entre elles se concentrent spécifiquement sur la croissance des moules quagga, souvent tacitement considérées comme similaires aux moules zébrées malgré leurs différences (D'Hont *et al.* 2018). La croissance *a priori* rapide des moules quagga, bien que reconnue, est encore peu explorée (Karatayev & Burlakova 2022), et à notre connaissance, les mesures *in situ* sans manipulation des animaux et sans utilisation de substrats entièrement artificiels restent rares, voire inédites.

L'objectif principal de cette étude a été de déterminer les taux de croissance de la moule quagga à différentes profondeurs, sur divers substrats, et durant différentes saisons. Nous avons exploré plusieurs questions: la photogrammétrie est-elle fonctionnelle pour cette application ? La croissance varie-t-elle selon la saison, la profondeur et/ou le type de support ?

2. MÉTHODES

2.1 SITE ET PÉRIODE D'ÉTUDE

L'étude a été réalisée dans le Léman, le plus grand lac naturel profond d'Europe occidentale, partagé entre la France et la Suisse. Le lac a une surface de 580 km², une profondeur maximale de 309 m, et un volume d'eau de 89 mille milliards de litres. Il est soumis à un climat tempéré avec des températures de l'eau variant entre environ 5-6 °C en hiver et 25-26 °C en été (Tran Khac *et al.* 2024). Les moules quagga ont été étudiées à des profondeurs différentes et divers substrats (roche, arbre, grille, etc. Figure 1). La période d'étude considérée dans cette étude s'est étalée entre les mois d'octobre 2023 et septembre 2024.

2.2 COLLECTE DES DONNÉES

Les images ont été capturées au cours de plusieurs plongées subaquatiques (effectuées environ toutes les 3 à 4 semaines) à l'aide de deux caméras GoPro Hero (versions 10 et 12). En moyenne, 95 photos (avec une gamme de 30 à 173) ont été prises pour chaque agrégat lors de chaque plongée selon Tsuboi *et al.* (2020). A chaque fois, les photographies étaient prises de telle manière à assurer un maximum de chevauchement entre chacune d'elle et pour couvrir l'ensemble de l'agrégat étudié.

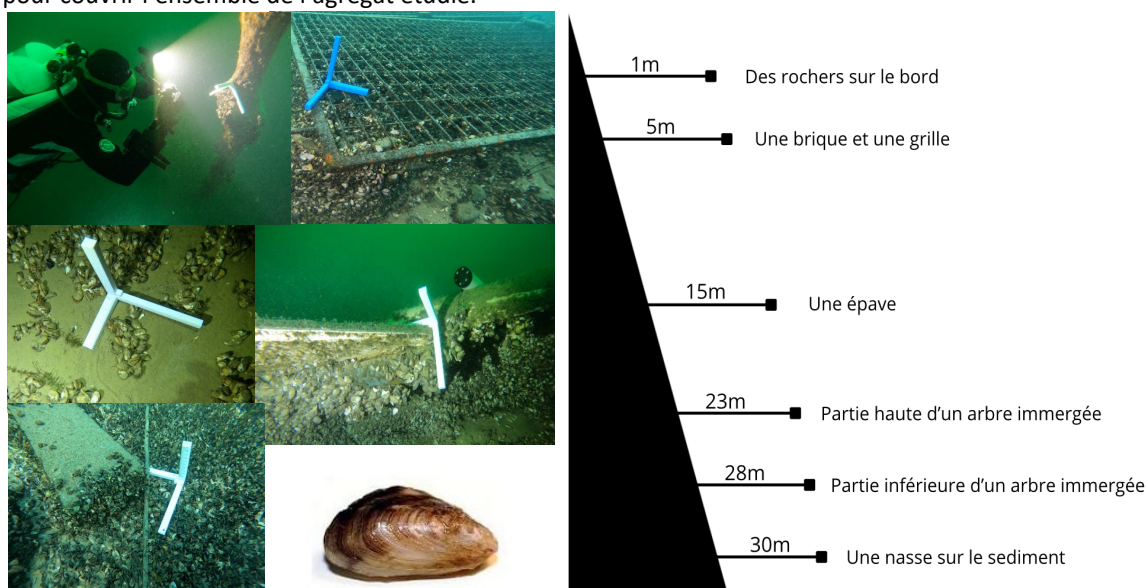


Figure 1 : Variété des supports/substrats étudiés avec la répartition en profondeur des agrégats ciblés.

Figure 1 : Variety of locations and depths where the different aggregates were studied.

2.3 TRAITEMENT DES IMAGES ET ANALYSES DES DONNÉES

2.3.1 La génération des Structure-from-motion 3D

Correspondant à la reconstruction sous forme d'objets des agrégats, les Structure-from-motion (SfM) en trois dimensions ont été construits grâce au logiciel Metashape (Agisoft Metashape Standard version 2.0) (Forsmoor *et al.* 2019) installé sur un ordinateur HP Z2 Mini G9 Workflow acheté pour l'occasion et disposant d'un processeur Intel Core i7, avec 16 Go de RAM et une mémoire de 512 Go, bénéficiant donc d'une grande capacité de stockage et de la puissance nécessaire pour faire tourner les différents logiciels de façon optimale. Les images ont tout d'abord été alignées avec un paramètre bas pour sélectionner celles pouvant ou non être alignées par le logiciel (Figure 2). Une fois la sélection effectuée, le type d'images analysé a été optimisé en indiquant le type de caméra utilisé. Cette étape est importante pour diminuer la distorsion des images (photographies) et diminuer l'erreur des futurs SfM élaborées par le logiciel. Les photos ont été par la suite alignées avec une résolution haute et un nuage de point a été construit grâce à l'alignement des photos, également avec un paramètre résolutif haut. Cela conduit à obtenir un maillage et une texture générés par le logiciel de haute qualité. Il est possible de suivre les erreurs de projection des SfM via la génération de rapports générés par Metashape. Ces différentes étapes pouvant être réalisées en processus de lot grâce à la fonction *Batch Process* disponible dans le menu *Workflow*, nous nous en sommes servis à partir de l'étape d'alignement à haute résolution pour générer nos SfM pendant la nuit, en nous limitant dans le nombre de SfM par lot pour assurer un fonctionnement optimal du logiciel (Lange & Perry 2020).

2.3.2 La mise à l'échelle

Les SfM générés ont été analysés avec le logiciel Meshlab (2023.12) permettant une mise à l'échelle et le nettoyage du bruit de fond (Million *et al.* 2021). En effet, Metashape ne proposant que des unités arbitraires sous sa version standard, Meshlab a permis d'utiliser des échelles de taille (faites pour l'occasion), via la fonction *Transform Scale Normalize*, permettant la mise à l'échelle des agrégats et individus.

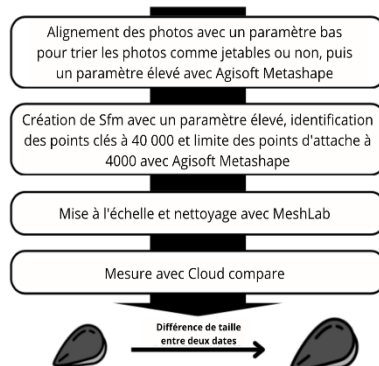
2.3.3 La mesure de croissance

Avec le logiciel CloudCompare (v2.13.0 Kharkiv - Feb 14 2024 [64-bit]), les mesures de taille des moules ont pu être effectuées. Sur CloudCompare, les nuages de points ont été alignés afin de réaliser dans un premier temps une comparaison des nuages de point aux différentes dates (Lange & Perry 2020), puis dans un second temps pour regarder la croissance des moules quagga. Nous avons choisi de mesurer la longueur maximale des individus et de comparer ces mesures pour un même individu. Nos mesures ont été réalisées sur des individus entièrement modélisés. La différence entre deux mesures de longueur de coquille (e.g. entre deux dates) a permis d'estimer un taux de croissance, et ce pour différentes périodes de l'année. Pour donner une portée globale à nos travaux et pour faciliter la comparaison future de nos mesures avec celles d'autres études, nous avons proposé nos résultats sous la forme de valeurs moyennes mensuelles ou saisonnières, associées à quatre classes de tailles correspondant à la longueur maximale d'un individu : 0-10 mm, 10-20 mm, 20-30 mm, et au-delà de 30 mm. Afin de standardiser nos mesures de croissance, nous avons calculé la croissance journalière en divisant la croissance observée par le nombre de jours entre les mesures.

2.4 VALIDATION DE LA MÉTHODE

La photogrammétrie subaquatique n'ayant jamais été appliquée à notre modèle d'étude, nous avons vérifié la méthode en la comparant avec des mesures directes. Pour cela nous avons suivi plusieurs agrégats proches du bord et faciles d'accès (sans plongée) sélectionnés dans le but de photographier mais aussi de mesurer avec un pied à coulisse, une méthode plus classique pour suivre la croissance (Bordignon *et al.* 2024), différents individus. Les SfM ont été construits de la même manière que précédemment et des mesures ont pu être réalisées. Les deux types de mesures ont alors été comparés et testés statistiquement.

a)



b)



Figure 2 : a) Processus mis en place pour la création des SfM et la prise de mesure des individus, et b) Séries d'images montrant le passage de la série de photographies initiales typiques d'un agrégat à sa reconstruction modélisée jusqu'à la mesure de l'évolution de la taille individuelle entre dates, ici illustrée en fausses couleurs.

Figure 2 : a) The process in place for creating SfM and measuring individuals, and b) Series of images showing the transition from the series of initial photographs typical of an aggregate to its modelled reconstruction to the measurement of the evolution of the individual size between dates, here illustrated in false colors (B).

2.5 EFFET DE LA TEMPÉRATURE

La température de l'eau a été mesurée en continu au moyen de capteurs MiniDot™ à différentes profondeurs pour tenter d'analyser l'effet de ce paramètre sur la croissance des moules (Figure 3).

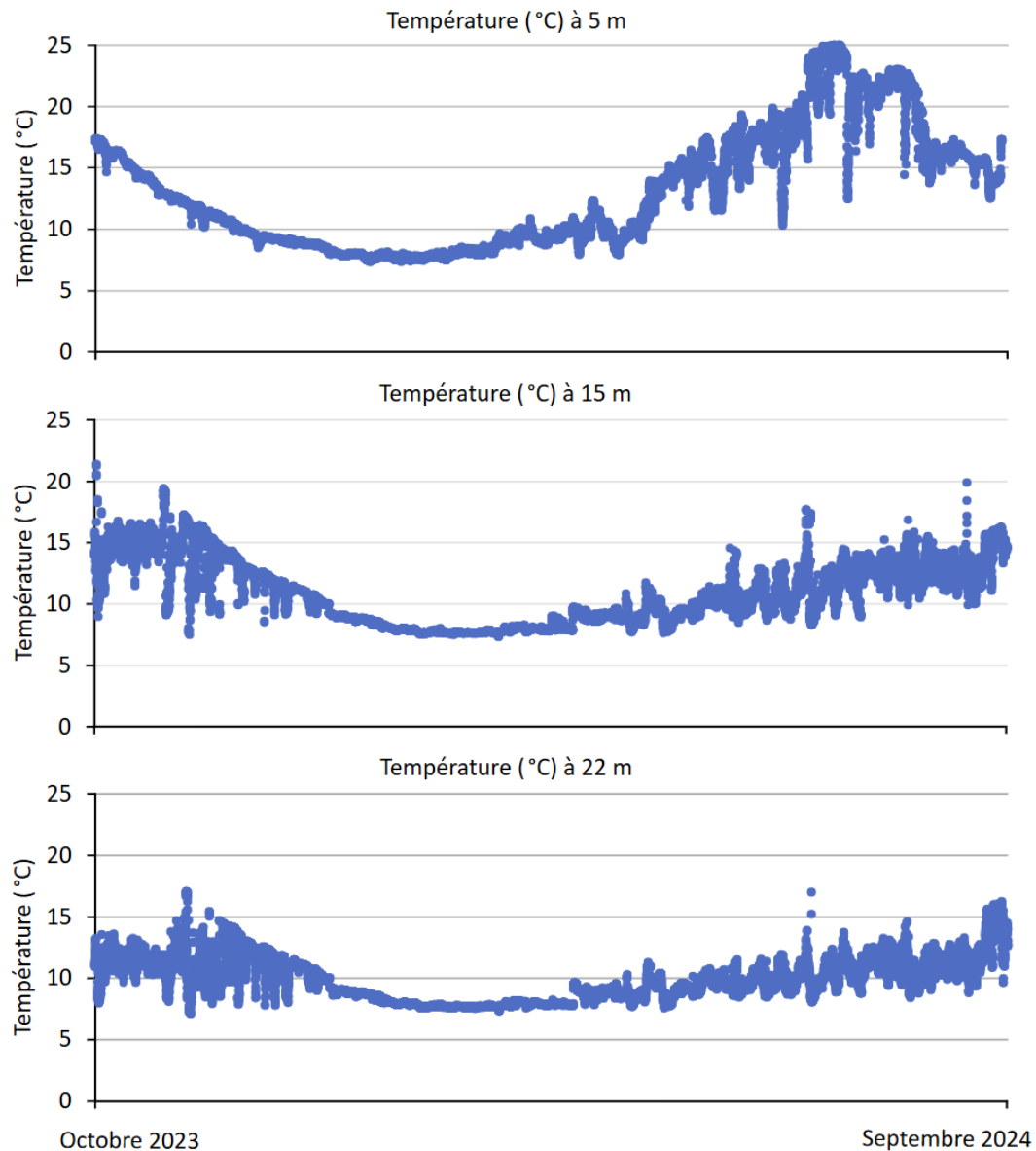


Figure 3 : Température mesurée en continue à différentes profondeurs, à côté des agrégats étudiés, sur la période concernée, d'octobre 2023 à septembre 2024.

Figure 3 : Temperature measured continuously at different depths, next to the studied aggregates, along the concerned period, from October 2023 to September 2024.

3. RÉSULTATS

3.1 VALIDATION DE LA MÉTHODE

Une corrélation positive hautement significative ($r=0.945$; $p<0.01$; $n=104$) a été trouvée entre mesures directes et photogrammétriques. Les faibles différences entre les deux types de mesure ont surtout été enregistrées pour les individus de taille moyenne à grande. Avec une erreur $<6\%$, nous avons considéré la méthode basée sur la photogrammétrie pour quantifier la croissance de la moule quagga extrêmement solide (Figure 4). A noter que nous avons également testé un effet « opérateur » en faisant mesurer plusieurs dizaines d'individus, par les deux méthodes par deux personnes différentes. L'erreur entre ces derniers n'a pas excédé 7% en moyenne (résultats non montrés).

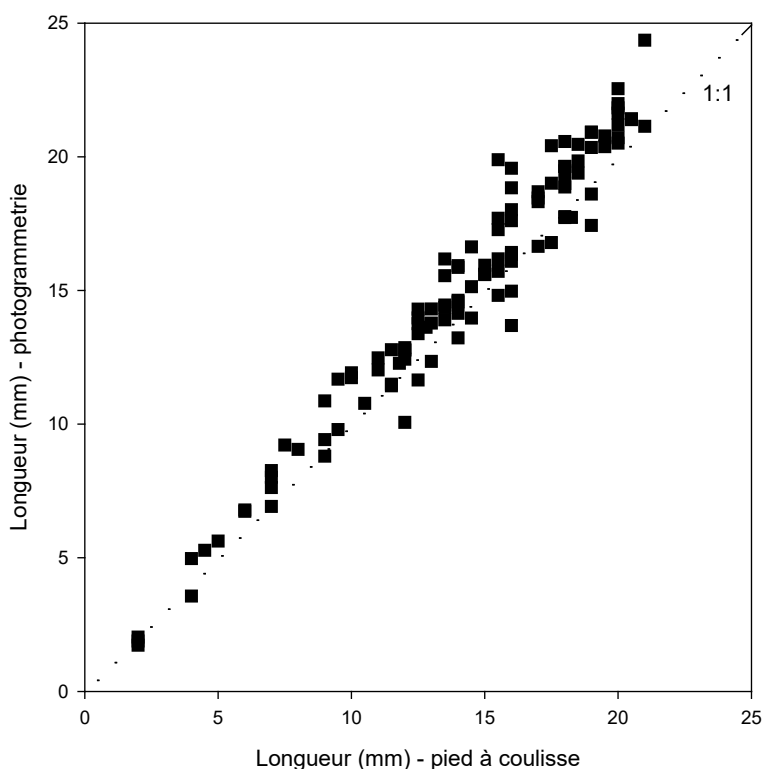


Figure 4 : Régression linéaire entre les mesures (de longueur maximale des individus) prises au pied à coulisse et celles estimées grâce à la photogrammétrie.

Figure 4 : Linear regression between measurements (of maximum length of individuals) taken with calipers and those estimated using photogrammetry.

3.2 CROISSANCE DE LA MOULE QUAGGA

Nous avons pu observer une diminution progressive du taux de croissance des moules en fonction de leur taille. Les moules plus grandes et plus âgées ont en effet une croissance plus lente que les juvéniles de plus petite taille. Les taux de croissance variaient de 0.142 ± 0.099 mm/jour pour les moules mesurant 0 à 10 mm, à 0.089 ± 0.071 mm/jour pour celles mesurant entre 10 et 20 mm. Chaque classe de taille présentait des taux de croissance significativement différents ($p < 2e-16$), malgré de larges écarts types (Figure 5), tels que révélés par le test de Kruskal.

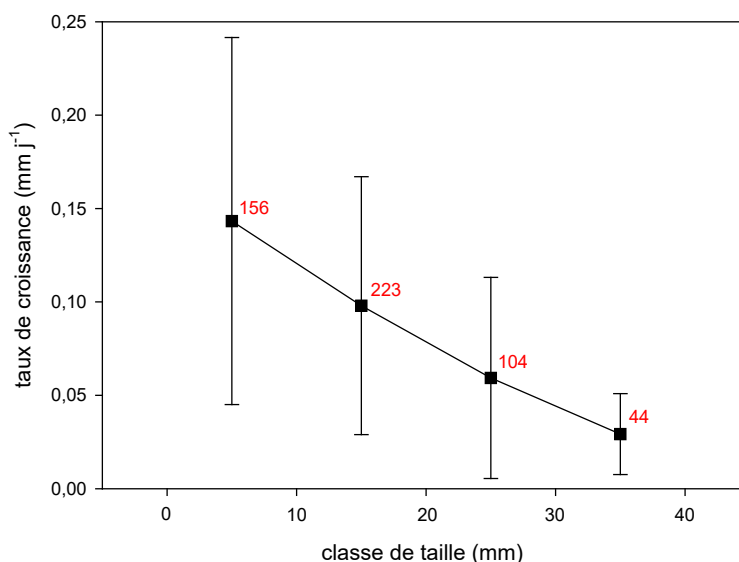


Figure 5 : Croissances moyennes (avec leur écart-type) discriminées en fonction de la classe de taille des individus, toutes saisons et site/substrat confondus (la valeur en rouge correspond au nombre de mesure effectué).

Figure 5 : Average growth (with their standard deviation) discriminated according to the size class of the individuals, all seasons and site/substrate combined (the value in red corresponds to the number of measurements made).

Nous avons également regardé comment les taux de croissance variaient en fonction des sites et des saisons (Figure 6) pour lesquels le jeu de données était complet. Une grande similitude a été trouvée et le constat a été fait de l'absence d'effet significatif du type de support, ou de la saison ($p > 0.05$). *A contrario*, la profondeur avait un effet significatif sur la croissance des moules avec une tendance d'augmentation du taux de croissance avec l'augmentation de la profondeur ($p = 0.006$).

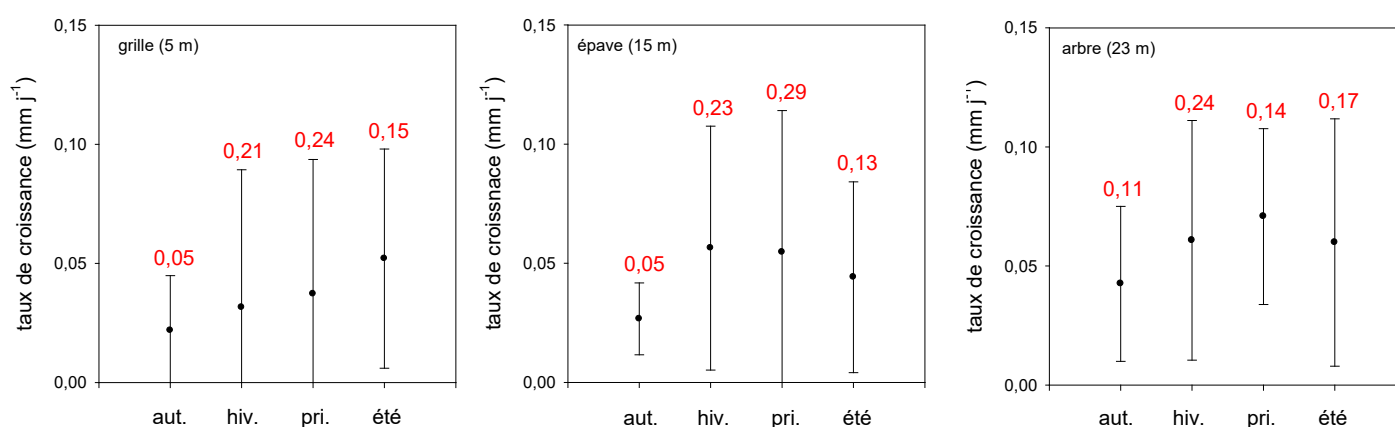


Figure 6 : Croissances moyennes (avec leur écart-type) et maximales (en rouge) discriminées en fonction des saisons et différents sites/substrats (pour lesquels la profondeur qui peut être aussi différente est renseignée).

Figure 6 : Average growth (with their standard deviation) and maximum growth (in red) discriminated according to the seasons and different sites/substrates (for which the depth is indicated).

4. DISCUSSION ET CONCLUSION

L'utilisation de la photogrammétrie a permis de tester et valider, pour la première fois, un protocole de suivi non invasif de la croissance de la moule quagga *Dreissena rostriformis bugensis* dans un environnement naturel. À cette fin, des caméras GoPro ont été utilisées, s'avérant suffisantes pour capturer des images et générer des modèles 3D (Million *et al.* 2021; Nocerino *et al.* 2020; Guo *et al.* 2016). Bien que l'application de la photogrammétrie à des objets de petite taille ne soit pas inédite (Koch *et al.* 2021), cette approche a permis de suivre dans le temps des individus de taille variable sans nécessiter de manipulation directe.

Lors de la création des modèles 3D, des mesures ont été prises pour limiter les erreurs de reprojection identifiées dans la littérature (Nocerino *et al.* 2020), en excluant les données présentant des erreurs excessives. Au final, les erreurs ont été négligeables, avec une erreur moyenne de l'ordre du micromètre sur les modèles générés par Structure-from-Motion (SfM). L'effet "fish-eye", inhérent aux caméras de type GoPro, a été pris en compte afin d'assurer la qualité des modèles tridimensionnels (Nocerino *et al.* 2020). D'autres études ont également utilisé avec succès des caméras GoPro pour des suivis de croissance similaires (Koch *et al.* 2021; Million *et al.* 2021; Nocerino *et al.* 2020).

Le protocole mis en place a permis de mesurer avec précision les taux de croissance individuels de la moule quagga tout au long de l'année, à différentes profondeurs et sur divers supports. Notre approche se distingue par son originalité et son caractère innovant, avec peu d'équivalents dans la littérature. Nos comparaisons se sont limitées à des données de croissance obtenues en conditions contrôlées ou sur supports artificiels, tels que des cages ou des cordes immergées (D'Hont *et al.* 2018; Karatayev *et al.* 2011; Wong *et al.* 2011; Fréchette & Grant 1991). Contrairement à d'autres travaux, nous avons étudié la croissance dans des conditions naturelles, où de multiples interactions biotiques et abiotiques peuvent intervenir, offrant ainsi une compréhension plus approfondie des facteurs influençant la croissance de cette espèce (Karatayev *et al.* 2024; Ozersky *et al.* 2013; Adjovu *et al.* 2023; Karatayev *et al.* 2018; Peyer *et al.* 2010; Wright *et al.* 1996).

Grâce à la précision de la méthode photogrammétrique, nous avons pu observer des variations notables de la longueur des coquilles individuelles, mettant en évidence des taux de croissance souvent supérieurs à ceux rapportés précédemment dans la littérature, avec des valeurs atteignant jusqu'à 0.285 mm/jour en période printanière. Nos résultats indiquent des taux de croissance moyens de 0.142 ± 0.099 mm/jour pour les individus de 0 à 10 mm et de 0.089 ± 0.071 mm/jour pour ceux de 10 à 20 mm. À titre de comparaison, les études précédentes rapportent des taux variant de 0.12 mm/jour (MacIsaac 1994) à 0.002 mm/jour (Elgin *et al.* 2023) pour des individus de 11 à 13 mm. La plupart des données disponibles, en particulier celles provenant des lacs américains, montrent des taux de croissance inférieurs à 0.03 mm/jour (Elgin *et al.* 2023 ; Karatayev & Burlakova 2022), à l'exception notable du lac Mead, où les taux varient entre 0.4 et 0.8 mm/jour (Wong *et al.* 2011). En somme, nos observations révèlent des valeurs maximales de croissance allant de 0.049 à 0.285 mm/jour, toutes conditions confondues (site, profondeur, et saisons). Fait particulièrement intéressant, nous avons constaté que la moule quagga semble croître toute l'année, sans interruption apparente, même lors de périodes de températures hivernales basses (7.5 à 9.3 °C) ou en profondeur (7.5 à 10 °C), ce qui suggère que ces conditions ne freinent pas son développement.

Seule la profondeur semblait jouer un rôle majeur sur la croissance, avec une augmentation notable du taux de croissance à mesure que la profondeur augmente. Ce résultat pourrait être attribué à une plus grande stabilité thermique et à une disponibilité potentiellement plus élevée des ressources nutritives en profondeur. Comparativement, les variations saisonnières et les différences entre les types de supports n'ont pas révélé d'effet significatif sur le taux de croissance. Bien que des taux de croissance plus élevés aient pu être observés en hiver et au printemps, ces variations pourraient être expliquées par des conditions environnementales plus favorables, bien que leur impact statistique demeure limité. De même, l'absence d'effet notable du type de support sur la croissance peut s'expliquer par l'interconnexion entre le support et la profondeur, rendant difficile l'isolation de ces deux facteurs. Notre étude montre ici ses limites et un nouveau design expérimental assez simple permettrait de déconvoluer l'effet de la profondeur de celui du substrat.

Nos résultats constituent les premières données de ce type pour les lacs européens. Les études menées en Europe, telles que celle de D'Hont *et al.* (2018), se sont concentrées sur des rivières, avec des taux de croissance d'environ 0.09 mm/jour. Comparativement, les lacs, avec moins de contraintes mécaniques, semblent plus propices à une croissance rapide. Il est également possible que nous soyons encore dans les premières étapes de l'invasion de cette espèce, avec des taux de croissance relativement élevés, similaires à ceux observés dans les lacs américains (MacIsaac 1994).

Les moules quagga sont présentes sur l'ensemble du Léman et colonisent une grande variété de supports. Leur croissance varie sûrement en fonction de divers facteurs, et nous avons mis en évidence l'importance de la profondeur qui semble influencer significativement ce développement. Il est essentiel de poursuivre ces travaux afin de développer un modèle de croissance fiable pour la moule quagga, prenant en compte plusieurs années, ainsi qu'une variété de sites, de supports et de profondeurs. Cela permettra de mieux comprendre les facteurs environnementaux qui influencent cette croissance et ses variations spatio-temporelles. Au-delà de la simple mesure de la longueur ou de la largeur des coquilles, il serait également pertinent d'examiner le volume total de l'animal, ainsi que ses parties molles. Enfin, il serait judicieux d'évaluer la performance de la photogrammétrie dans d'autres contextes environnementaux pour élargir son champ d'application.

BIBLIOGRAPHIE

- Adjovu, G.E., Stephen, H. & Ahmad, S. (2023). Spatial and Temporal Dynamics of Key Water Quality Parameters in a Thermal Stratified Lake Ecosystem: The Case Study of Lake Mead. *Earth*, 4, 461–502.
- Baldwin, B.S., Mayer, M.S., Dayton, J., Pau, N., Mendilla, J., Sullivan, M., *et al.* (2002). Comparative growth and feeding in zebra and quagga mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for North American lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59, 680–694.
- Bayba, S., Burlakova, L.E., Karatayev, A.Y. & Warren, R.J. (2022). Non-native *Dreissena* associated with increased native benthic community abundance with greater lake depth. *Journal of Great Lakes Research*, 48, 734–745.
- Beisel, J.-N., Vautier, M., Domaizon, I., Rautureau, C., Guillard, J. & Jacquet, S. (soumis). Development of a quantification protocol (based on a comparison of methods) of *Dreissena polymorpha* and *D. rostriformis bugensis* populations in Lake Geneva.
- Bordignon, F., Bertolini, C., Bernardini, I., Dalla Rovere, G., Iori, S., Breggion, C., *et al.* (2024). Spatio-temporal variations of growth, chemical composition, and gene expression in Mediterranean mussels (*Mytilus galloprovincialis*): A two-year study in the Venice lagoon under anthropogenic and climate changing scenarios. *Aquaculture*, 578, 740111.
- Cuthbert, R.N., Bartlett, A.C., Turbelin, A.J., Haubrock, P.J., Diagne, C., Pattison, Z., *et al.* (2021). Economic costs of biological invasions in the United Kingdom. *NeoBiota*, 67, 299–328.
- D'Hont, A., Gittenberger, A., Hendriks, J. & Leuven, R.S.E.W. (2018). Drivers of dominance shifts between invasive Ponto-Caspian dreissenids *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) and *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897). *Aquatic Invasions*, 13, 449–462.
- Elgin, A.K., Glyshaw, P.W. & Carter, G.S. (2023). Western Lake Erie Quagga Mussel growth estimates and evidence of barriers to local population growth. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 26, 120–130.
- Eifert, R.-A., Burlakova, L.E., Karatayev, A.Y., Daniel, S.E., Scofield, A.E. & Hincley, E.K. (2023). Could quagga mussels impact offshore benthic community and surface sediment-bound nutrients in the Laurentian Great Lakes? *Hydrobiologia*.
- Forsmo, J., Anderson, K., Macleod, C.J.A., Wilkinson, M.E., DeBell, L. & Brazier, R.E. (2019). Structure from motion photogrammetry in ecology: Does the choice of software matter? *Ecol Evol*, 9, 12964–12979.
- Fréchette, M. & Grant, J. (1991). An in situ estimation of the effect of wind-driven resuspension on the growth of the mussel *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 148, 201–213.
- Garton, D.W. & Johnson, L.E. (2000). Variation in growth rates of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, within Lake Wawasee. *Freshwater Biology*, 45, 443–451.
- Guo, T., Capra, A., Troyer, M., Grün, A., Brooks, A.J., Hensch, J.L., *et al.* (2016). Accuracy assessment of underwater photogrammetric three dimensional modelling for coral reefs. In: *International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*. Presented at the XXIII ISPRS Congress, ISPRS, pp. 821–828.
- Haltiner, L., Zhang, H., Anneville, O., De Ventura, L., DeWeber, T., Hesselschwerdt, J., *et al.* (2022). The distribution and spread of quagga mussels in perialpine lakes north of the Alps. *AI*, 17, 153–173.
- Johannsson, O.E., Dermott, R., Graham, D.M., Dahl, J.A., Scott Millard, E., Myles, D.D., *et al.* (2000). Benthic and Pelagic Secondary Production in Lake Erie after the Invasion of *Dreissena* spp. with Implications for Fish Production. *Journal of Great Lakes Research*, 26, 31–54.
- Karatayev, A., Mastitsky, S., Padilla, D., Burlakova, L. & Hajduk, M. (2011). Differences in growth and survivorship of zebra and quagga mussels: Size matters. *Hydrobiologia*, 668, 183–194.
- Karatayev, A.Y. & Burlakova, L.E. (2022). What we know and don't know about the invasive zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) mussels. *Hydrobiologia*.
- Karatayev, A.Y., Burlakova, L.E. & Padilla, D.K. (2015). Zebra versus quagga mussels: a review of their spread, population dynamics, and ecosystem impacts. *Hydrobiologia*, 746, 97–112.
- Karatayev, A.Y., Karatayev, V.A., Burlakova, L.E., Rowe, M.D., Mehler, K. & Clapsadl, M.D. (2018). Food depletion regulates the demography of invasive dreissenid mussels in a stratified lake. *Limnology and Oceanography*, 63, 2065–2079.
- Karatayev, A.Y., Molloy, D.P. & Burlakova, L.E. (2024). Natural Enemies of Zebra and Quagga Mussels: Predators, Parasites, and Ecological Competitors. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 32, 1–80.
- Karatayev, A.Y., Padilla, D.K., Minchin, D., Boltovskoy, D. & Burlakova, L.E. (2007). Changes in Global Economies and Trade: the Potential Spread of Exotic Freshwater Bivalves. *Biol Invasions*, 9, 161–180.

- Koch, H.R., Wallace, B., DeMerlis, A., Clark, A.S. & Nowicki, R.J. (2021). 3D Scanning as a Tool to Measure Growth Rates of Live Coral Microfragments Used for Coral Reef Restoration. *Frontiers in Marine Science*, 8.
- Kraemer, B.M., Boudet, S., Burlakova, L.E., Haltiner, L., Ibelings, B.W., Karatayev, A.Y., *et al.* (2023). An abundant future for quagga mussels in deep European lakes. *Environ. Res. Lett.*, 18, 124008.
- Lange, I.D. & Perry, C.T. (2020). A quick, easy and non-invasive method to quantify coral growth rates using photogrammetry and 3D model comparisons. *Methods in Ecology and Evolution*, 11, 714–726.
- Li, J., Ianaiev, V., Huff, A., Zalusky, J., Ozersky, T. & Katsev, S. (2021). Benthic invaders control the phosphorus cycle in the world's largest freshwater ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118, e2008223118.
- Lods-Crozet, B. & Chevalley, P.A. (2018). Flux d'espèces envahissantes benthiques, implications sur l'écosystème lacustre de grands lacs périalpins. Rapport de la Direction Générale de l'Environnement/Protection des eaux du Canton de Vaud, 20 pp
- MacIsaac, H.J. (1994). Comparative Growth and Survival of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*, Exotic Molluscs Introduced to the Great Lakes. *J. Great Lakes Res.*
- Mayer, C., Burlakova, L., Eklöv, P., Fitzgerald, D., Karatayev, A., Ludsins, S., *et al.* (2014). Benthification of Freshwater Lakes. *Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*, 575–585.
- Million, W.C., O'Donnell, S., Bartels, E. & Kenkel, C.D. (2021). Colony-Level 3D Photogrammetry Reveals That Total Linear Extension and Initial Growth Do Not Scale With Complex Morphological Growth in the Branching Coral, *Acropora cervicornis*. *Frontiers in Marine Science*, 8.
- Mills, D., Chadwick, M. & Francis, R. (2017). Impact of invasive quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*, Bivalva: Dreissenidae) on the macroinvertebrate community structure of a UK river. *Aquatic Invasions*, 12, 509–521.
- Nalepa, T.F., Fanslow, D.L. & Lang, G.A. (2009). Transformation of the offshore benthic community in Lake Michigan: recent shift from the native amphipod *Diporeia* spp. to the invasive mussel *Dreissena rostriformis bugensis*. *Freshwater Biology*, 54, 466–479.
- Nocerino, E., Menna, F., Gruen, A., Troyer, M., Capra, A., Castagnetti, C., *et al.* (2020). Coral Reef Monitoring by Scuba Divers Using Underwater Photogrammetry and Geodetic Surveying. *Remote Sensing*, 12, 3036.
- Ozersky, T., Barton, D.R., Hecky, R.E. & Guildford, S.J. (2013). Dreissenid mussels enhance nutrient efflux, periphyton quantity and production in the shallow littoral zone of a large lake. *Biol Invasions*, 15, 2799–2810.
- Peyer, S.M., Hermanson, J.C. & Lee, C.E. (2010). Developmental plasticity of shell morphology of quagga mussels from shallow and deep-water habitats of the Great Lakes. *Journal of Experimental Biology*, 213, 2602–2609.
- Realis, C., Boudet, S., Ibelings, B. & Jacquet, S. (Données personnelles du projet DRILL). Mesures de tailles et identification des dreissènes de la zone littorale du Léman.
- Rowe, M.D., Anderson, E.J., Wang, J. & Vanderploeg, H.A. (2015). Modeling the effect of invasive quagga mussels on the spring phytoplankton bloom in Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, Complex interactions in Lake Michigan's rapidly changing ecosystem, 41, 49–65.
- Roy, H.E., Peyton, J., Aldridge, D.C., Bantock, T., Blackburn, T.M., Britton, R., *et al.* (2014). Horizon scanning for invasive alien species with the potential to threaten biodiversity in Great Britain. *Global Change Biology*, 20, 3859–3871.
- Sales, C., England, J., Johns, T. & Barrett, J. (2020). Quagga Mussel -our latest Hertfordshire invader?, 52, 78–81.
- Tran Khac, V., Quétin, P. & Anneville, O. (2024). Physico-chimie des eaux du Léman et données météorologiques. Rapport de la Commission internationale pour la protection des eaux du Léman, Campagne 2023, pp 13-41.
- Tsuboi, M., Kopperud, B.T., Syrowatka, C., Grabowski, M., Voje, K.L., Pélabon, C., *et al.* (2020). Measuring Complex Morphological Traits with 3D Photogrammetry: A Case Study with Deer Antlers. *Evol Biol*, 47, 175–186.
- Wong, W., Gerstenberger, S., Baldwin, W. & Moore, B. (2011). Settlement and Growth of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov, 1897) in Lake Mead, Nevada-Arizona, USA. *Aquatic Invasions*, 7, 7–19.
- Wright, D.A., Setzler-Hamilton, E.M., Magee, J.A., Kennedy, V.S. & McIninch, S.P. (1996). Effect of salinity and temperature on survival and development of young zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena bugensis*) mussels. *Estuaries*, 19, 619–628.
- Zalusky, J., Huff, A., Katsev, S. & Ozersky, T. (2023). Quagga mussels continue offshore expansion in Lake Michigan, but slow in Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research*, 49, 1102–1110.